ausserordentlich kompliziert das pleiotrope Wirkungsmuster eines entwicklungsphysiologisch bedeutungsvollen Erbfaktors sein kann.

(Aus dem Zoologisch-Vergl. Anatomischen Institut der Universität Zürich.)

No 16. **Therese Leuenberger.** — Das Verhalten der Farbzellen von Triton in Larven der Unke (*Bombinator pachypus*) bis zur Metamorphose.

Einleitung.

Seit DuShane gezeigt hat, dass die Farbzellen der Amphibien aus der Neuralleiste stammen, hat man es in der Hand, sie auf einen fremden Wirt zu übertragen. Dies geschieht durch Transplantation der Neuralleiste im Neurulastadium. Von da wandert Zellmaterial der Leiste in die Haut des Wirtes aus und wird dort zu Pigmentzellen ausgefärbt. Wenn solche Pigmentverpflanzungen vorgenommen werden, so liegt ihnen die Frage nach den morphogenetischen Beziehungen zwischen den verschiedenen Amphibienarten zu Grunde. Wie weit entwickeln sich die Pigmentzellen in einer genetisch fremden Umgebung selbständig, d. h. herkunftsgemäss ? Inwiefern werden sie aber vom fremden Milieu beeinflusst, sich anders zu verhalten als im genetisch arteigenen Tier ?

Die Tabelle fasst die wichtigsten über das Pigmentproblem bei Amphibien bereits erschienenen Arbeiten zusammen. Morphologisch, d. h. in Grösse, Farbe und Verzweigungsart entwickelten sich die fremden Farbzellen in allen Fällen rein herkunftsgemäss. Für das von ihnen gebildete Muster ergibt sich dagegen mit abnehmendem Verwandtschaftsgrad von Wirt und Spender ein Übergang von herkunftsgemässem in mehr und mehr wirtsgemässes Verhalten. Ich erhielt von Herrn Prof. Baltzer die Anregung, im Anschluss an seine Arbeit Laubfrösche mit implantierter Tritonleiste herzustellen, nachdem er selbst solche Chimären bereits hergestellt und in einer kurzen Mitteilung beschrieben hatte. Ich

fand jedoch, dass an Stelle des Laubfrosches die Unke besonders interessant ist als Wirt für eine Urodelenneuralleiste.

Morphologie und Lagerung.

Die Haut der jungen Unkenlarve besitzt übereinandergelagert zwei Pigmentsysteme. Dem Körper dicht aufliegend das subcutane System. Darüber, durch eine lockere, bindegewebige Schicht vom Körper abgehoben, das adepidermale System aus fadenförmigen Melanophoren, die untereinander ein orthogonales Netzmuster bilden. Die Bezeichnungen subcutan und adepidermal stammen von Elias. Larven höherstehender Anuren wie des Laubfrosches besitzen nur ein subcutanes Farbsystem, während die Urodelen im Gegenteil nur das adepidermale besitzen, das jedoch gleichzeitig dem Körper anliegt, ohne dass sich eine trennende Schicht bildet wie bei den Anurenlarven. Entsprechend dieser Lagerung erklärt Elias das adepidermale Farbsystem der Unkenlarve für homolog, d. h. morphologisch-entwicklungsgeschichtlich gleichbedeutend mit den in der Haut gleichgelagerten Melanophoren der Urodelen.

Beim Transplantationsexperiment entwickeln sich die *Triton*-Melanophoren in der Unke in ihren morphologischen Merkmalen rein herkunftsgemäss. Sie sind an ihrer Grösse von den

Tabelle.

Autor	Spender	Wirt	Verwandtschaftsgrad	Verhalten der Farbzellen	
				Morphologie	Muster
Twitty	Triturus	Triturus	gleiche Gattung	herkunftsgemäss	herkunftsgemäss
Rosin	Axolotl	Molch	verschiedene Familien	herkunftsgemäss	in hohem Grade wirtsgemäss
Baltzer	Laubfrosch	Molch Axolotl	verschiedene Ordnungen	herkunftsgemäss	überwiegend wirtsgemäss

subcutanen Unkenmelanophoren zu unterscheiden. Was aber ihre Lagerung in der Haut anbetrifft, so besiedeln sie in der Unke das adepidermale Pigmentsystem, obschon sie den subcutanen Wirtsmelanophoren morphologisch viel ähnlicher sind als den adepidermalen. Dies kommt in Abbildung 2 zum Ausdruck. *Triton*-Zellen und adepidermale Unkenmelanophoren sind dort scharf abgebildet, weil sie in der gleichen Ebene liegen. Diese Lagerung der *Triton*-Melanophoren in der adepidermalen Hautschicht ist ein

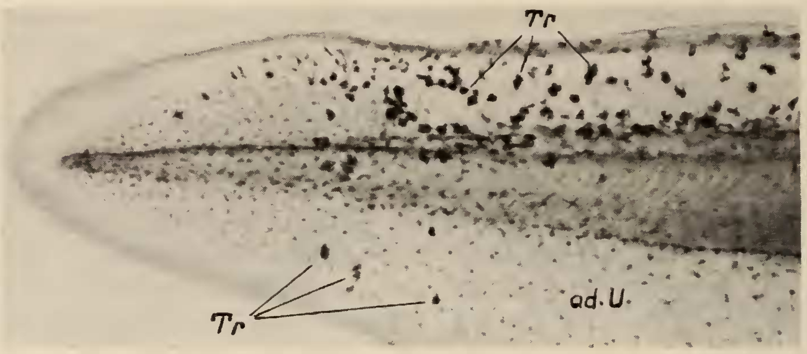


Abb. 1.

Schwanz einer chimärischen Unkenlarve, 7 Tage nach Neurulation. Die *Triton*-Melanophoren (*Tr*) ordnen sich ins Farbmuster des Wirtes ein. *ad.U* = adepidermale Unkenmelanophoren. Vergr. 20 ×.

experimenteller Beweis für die Elias'sche Ansicht über die stammesgeschichtliche Homologie von Urodelen- und adepidermalem Unkenpigmentsystem.

Musterbildung.

Es ist bekannt, dass das Milieu, in dem die Farbzellen liegen, als Musterbildungsfaktor in Betracht kommt. Deshalb ist bei der chimärischen Unkenlarve der Schwanz am besten für Musteruntersuchungen geeignet. Dort liegt die Epidermis wie bei den Urodelen dem Körper dicht auf; die beiden Farbsysteme stehen somit unter ähnlichen Milieueinflüssen. Die normale *Triton*-Larve hat im Schwanz nur einen dorsalen Längsstreifen, die Muskulatur wird von Pigmentzellen frei gelassen. Bei der normalen Unkenlarve ist dagegen nur die Muskulatur der vordern Schwanzhälfte pigment-

frei, in der hintern Hälfte aber von zahlreichen adepidermalen Melanophoren besiedelt. Ein weiterer Gegensatz zwischen den beiden artspezifischen Mustern ist, dass bei *Triton* in diesem Alter der Flossensaum noch pigmentfrei, bei der Unke aber dicht mit adepidermalen Melanophoren besetzt ist. Im Schwanz der Chimäre, auf Abbildung 1, machen die ordnungsfremden *Triton*-Farbzellen in auffallender Weise das W i r t s m u s t e r mit. Sie liegen im Flossensaum, lassen die Muskulatur in der vordern Schwanzhälfte frei, liegen aber hinten darüber hinweg bis in den ventralen Flossensaum verstreut.



Abb. 2.
Bauchfläche einer chimärischen Unkenlarve von *Triton*-Melanophoren besiedelt. 7 Tage nach Neurulation. *A* = After; *ad.U.* = adepidermale Unkenmelanophoren; *Tr* = *Triton*-Melanophoren. Vergr. 50 ×.

Am Rumpf sind die Verhältnisse weniger klar. Zwar erscheinen sowohl Wirts- wie Spendermelanophoren 1—2 Tage bevor sich die trennende Schicht zwischen den beiden Pigmentsystemen ausbildet. Die *Triton*-Melanophoren zeigen dann eine Tendenz, sich in der Unkenlarve in zwei Längsstreifen, einen der dorsalen Mediane und den anderen der Grenze zwischen Muskulatur und Dotter entlang, einzuordnen. Aber die *Triton*-Larve hat ein ähnliches zwei-Längsstreifenmuster wie die Unke in diesem frühen Stadium, so dass nicht ohne weiteres zu sagen ist, ob es sich um wirts- oder herkunftsgemässes Verhalten handelt.

Nach Ergebnissen von Twitty an *Triturus* spielen bei der Bildung des artspezifischen Musters die nachbarschaftlichen Beziehungen der Farbzellen zu unterliegenden Organen — dort sind es Neuralrohr und Somiten — eine entscheidende Rolle. In der Weiterentwicklung der chimärischen Unke werden nun aber die *Triton*-Farbzellen vom Körper und damit von den unterliegenden Organen durch jene lockere Zwischenschicht abgehoben. Wenn die Twitty'schen Ergebnisse allgemein Gültigkeit haben, so muss sich

diese Trennung auf die Musterbildung der *Triton*-Melanophoren auswirken. Tatsächlich kann man an den Unkenchimären mit abgehobener Epidermis eine Auflösung des von ihnen zuerst gebildeten Streifenmusters feststellen. Die *Triton*-Zellen liegen später völlig unorientiert und regellos verstreut. Auch BALTZER hat bei seinen Laubfroschchimären ein zerstreutes Muster der *Triton*-Zellen festgestellt. Damit haben sich die TWITTY'schen Ergebnisse über Organeinflüsse als allgemein gültig erwiesen in dem Sinne, dass der richtende Einfluss irgendwelcher Organe auf irgend eine Art Pigmentzellen verloren geht, wenn diese aus ihrer unmittelbaren Nähe entfernt werden.

Noch in einem andern Merkmal verhalten sich die *Triton*-Farbzellen wirtsgemäss. Urodelen und Anuren zeigen ein entgegengesetztes Verhalten für die Besiedelung des Bauches. Bei der ältern Unkenlarve ist die ganze Bauchfläche von den beiden typischen Pigmentschichten besiedelt. Beim *Triton* dagegen bleibt die Bauchfläche dauernd frei. In der chimärischen Unkenlarve auf Abbildung 2 sind *Triton*-Melanophoren bis auf die Bauchfläche vorgedrungen, was sie in ihrer normalen Umgebung nie getan hätten.

EXISTENZFÄHIGKEIT.

Es fragt sich bei dieser xenoplastischen Leistenverpflanzung, wielange die ordnungsfremden Farbzellen im Wirt erhalten bleiben. BALTZER machte bei seinen Urodelen mit Laubfroschpigment die Beobachtung, dass nach 5—6 Wochen die fremden Farbzellen verschwinden. Auch bei meinen chimärischen Unkenlarven beobachtete ich in mehreren Fällen eine Degeneration der *Triton*-Farbzellen. Doch trat das überwiegend bei schlecht ernährten und deshalb in ihrer Entwicklung gehemmten Wirten auf. Es scheinen also Aussenfaktoren dabei eine Rolle zu spielen. In rasch sich entwickelnden Tieren erhielten sich die *Triton*-Melanophoren dagegen und waren meist bis wenige Tage vor der Metamorphose zu erkennen. Dann wird die Epidermis so dicht mit Wirtspigment besiedelt, dass die *Triton*-Zellen überdeckt und der Sicht entzogen werden. Es kann deshalb noch nicht gesagt werden, ob sie auch die Metamorphose überstehen. Immerhin ist die Existenzfähigkeit der *Triton*-Melanophoren im ordnungsfremden Gewebe erstaunlich gross.

LITERATUR

1940. Baltzer, F. *Über das Verhalten ordnungsfremder Pigmentzellen bei Amphibienlarven.* Verh. S.N.G., 120. Versammlung. Locarno.

1941. —— *Untersuchungen an Chimären von Urodelen und Hyla.* Rev. Suisse de Zool., 48.

1935. Du Shane, G. P. *An experimental study of the origin of pigment cells in Amphibia.* J. exp. Zool., vol. 72.

1936. Elias, H. *Die Hautchromatophoren von Bombinator pachypus und ihre Entwicklung.* Z. Zellforsch., Bd. 24.

1937. —— *Zur vergl. Histologie und Entwicklungsgeschichte der Haut der Anuren.* Z. mikrosk.-anat. Forsch., Bd. 41.

1939. —— *Die adepidermalen Melanophoren der Discoglossiden, ein Beispiel für den phylogenetischen Funktionswechsel eines Organs, seinen Ersatz in der frühern Funktion durch ein neues Organ und sein schliessliches Verschwinden.* Z. Zellforsch., Bd. 29.

1940. Rosin, S. *Zur Frage der Pigmentmusterbildung bei Urodelen.* Rev. Suisse de Zool., Bd. 47.

1936. Twitty, V. C. *Correlated genetic and embryological experiments on Triturus.* J. exp. Zool., Bd. 74.

(Zoologisches Institut Bern.)

No 17. **A. Stäuble.** (Freiburg, Schweiz). — Über den Brustschulterapparat sowie die hypaxonische Rumpfmuskulatur bei den *Amblystomidae* und *Hynobiidae* [1].

Die Entwicklung des Brustschulterapparates der Anuren sowie der Salamandriden ist in neuerer Zeit durch verschiedene Autoren untersucht und einigermassen sichergestellt worden. Gerade für die offenbar besonders wenig evoluierten Gruppen der *Amblystomidae* und *Hynobiidae* wurde dagegen die Morphogenese dieser Organe, mit Ausnahme der Angaben von Wiedersheim (1889/90/92) über den Axolotl, nicht näher un-

[1] Die ausführliche Arbeit erscheint in der *Revue Suisse de Zoologie*, T. 49.